ARTICULATA 2000 15(2): 217 - 231 BIOLOGIE

Lebensdauer, Entwicklung und Phänologie der Östlichen Grille *Modicogryllus frontalis* (FIEBER, 1844) in der Steiermark, Österreich (Orthoptera, Gryllidae)

Lisbeth Zechner & Günter Fachbach

Abstract

Lifespan, development and phenology of *Modicogryllus frontalis* (FIEBER, 1844) in Styria, Austria (Orthoptera, Gryllidae)

Between 1996 and 1998 observations on the development and phenology of *M. frontalis* were made in the field and laboratory. In the laboratory eggs, which are cylindrical (length μ = 2.2 mm, width μ = 0.6 mm), were laid in the soil (sand) and observations showed that under changing temperatures the embryonic development lasts about 25 to 38 days. The number of larval stages of the 41 animals marked was in most cases either 8 (n =22) or 9 (n = 15). There were, however, also three animals with 10 stages and one with 11 stages. The majority of ♂♂ showed 8 stages whereas the majority of ♀♀ had 9. The species is univoltine (1 generation/year). The eggs are laid from May until July, so there is no cold spell to slow down their development and young larvae can be observed from July onwards. In most cases the diapause during winter is held in the penultimate or ultimate larval stage, but in some cases also in earlier stages. In the following early summer the larvae reach adult stage. In the study area in Styria imagines were observed from May (May 3, 1997) to August (August 21, 1997). Under unfavourable thermal conditions the individuals may show a different development with two diapauses in different larval stages.

Zusammenfassung

In den Jahren 1996 bis 1998 erfolgten Beobachtungen zur Entwicklung und Phänologie von *M. frontalis* im Freiland und im Labor. Im Labor wurden die zylinderförmigen Eier (Länge μ = 2,2 mm, Breite μ = 0,6 mm) in Boden (Sand) abgelegt. Die Embryonalentwicklung dauerte bei unterschiedlichen Temperaturen ca. 25 bis 38 Tage. Die Zahl der Larvenstadien betrug an 41 individuell markierten Tieren großteils acht (n = 22) bzw. neun (n = 15). Bei drei Tieren wurden zehn und bei einem Tier elf Larvenstadien festgestellt. Bei ♂♂ wurden signifikant häufiger acht Larvenstadien, bei ♀♀ hingegen neun festgestellt. Die Art ist univoltin (1 Generation/Jahr), wobei sich die im Mai bis Juli abgelegten Eier subitan, d. h. ohne Einwirkung einer Kältephase, entwickeln. Frisch geschlüpfte Larven treten im Freiland ab Juli auf. Die Larvaldiapause während der Wintermonate erfolgte im Terrarium, aber auch im Freiland, vor allem im vorletzten und letzten, teilweise jedoch auch in früheren Larvenstadien. Im darauffolgenden Frühsommer erreichen die Larven das Imaginalstadium. Imagines konnten im Untersuchungs-

gebiet in der Steiermark von Mai (3.5.1997) bis August (21.8.1997) beobachtet werden. Möglicherweise zeigen einzelne Individuen unter ungünstigen thermischen Bedingungen einen abweichenden Entwicklungszyklus mit zwei Überwinterungen in unterschiedlichen Larvenstadien.

1 Einleitung

Als kaspisches Faunenelement ist *Modicogryllus frontalis* in Mitteleuropa sehr selten. Über die Biologie der Art ist bisher nur wenig bekannt (DETZEL 1991, 1998), da die versteckte und unauffällige Lebensweise unter der Bodenoberfläche eine Beobachtung erschwert. Nach den von ihr besiedelten Lebensräumen kann die Art als wärmeliebend charakterisiert werden. Im Rahmen dieser Arbeit sollen erste Beobachtungen zur Entwicklung und zum zeitlichen Auftreten der Tiere vorgestellt werden.

2 Material und Methode

2.1 Vermessung der Larvenstadien

Die Untersuchungen zur Larvalentwicklung und Phänologie der Art fanden parallel zu einer Bestandserhebung, die in den Jahren 1996 bis 1998 im Ost- und Weststeirischen Hügelland (SE-Österreich) durchgeführt wurde, statt (ZECHNER 1999). Im Untersuchungsjahr 1996 erfolgten die Beobachtungen zur Phänologie und Larvalentwicklung ausschließlich im Freiland. Dazu wurden die gefangenen Larven vor Ort mit CO_2 betäubt, mit Stechzirkel und Meßlupe vermessen und anschließend wieder freigelassen. Zusätzlich wurden zwischen Juli und September 1997 kurzzeitig aus dem Freiland entnommene erste Larvenstadien mit Hilfe des Stereomikroskopes vermessen. Insgesamt wurden 831 Tiere (630 mit Stechzirkel, 201 mit Stereomikroskop) von 14 verschiedenen Fundorten im oststeirischen Hügelland, die maximal 36 km voneinander entfernt lagen, vermessen, wobei 518 Tiere (62 %) von drei Fundorten, Takern, Kirchbach und Mayreder (max. Distanz 12 km), stammen. Da die ersten Larvenstadien im Freiland nur schwer zu finden waren und mittels der gewählten Methode nur ungenau vermessen werden konnten, wurden die Tiere 1997 und 1998 im Terrarium gezüchtet und die einzelnen Larvenstadien mit Hilfe eines Stereomikroskops mit Messskala (American Optical Cooperation) bei 20 bzw. 30facher Vergrößerung vermessen. Die individuelle Markierung der Tiere (n = 41; 404 Larvenstadien) mittels Lackstift (edding 780) ermöglichte die Beobachtung der einzelnen Häutungen, so dass das jeweilige Larvenstadium exakt festgehalten werden konnte. Die Vermessung unmarkierter Tiere diente der Erfassung der Variation sämtlicher Messparameter.

Nach RUMMEL (1963), WALLASCHEK (1991), INGRISCH (1977) und GRAMELHOFER (1997) wurden die Kopfkapselbreite, die Pronotum- (Mitte), Postfemur- und Posttibialänge sowie die Länge der Vorder-, Hinterflügel (mit Stechzirkel nur bei letztem u. vorletztem Larvenstadium und Imagines) und des Ovipositors (mit Stechzirkel nur bei letzten Larvenstadien und Imagines) erhoben. Die Zeichnungen der Legeröhren erfolgten mit einer Stereolupe (Leica, Wild M 8, Spiegelprojektion Wild Typ 308700) bei 12 bis 50facher Vergrößerung.

2.2 Haltungs- und Zuchtbedingungen

Um weitestgehend natürliche Bedingungen zu erzielen, wurden die Tiere im Dachgeschoss eines Einfamilienhauses mit natürlicher Tageseinteilung und bewusst geförderten, tages- und jahreszeitlich auftretenden Temperaturschwankungen gehalten. Die mittleren Minimal- und Maximalwerte der Lufttemperatur im Terrarium betrugen während der Wintermonate (15.10. bis 31.1.) 10,5 bzw. 15,6 °C (s =1,06 bzw. 1,36) und während der Sommermonate (1.6. bis 15.8.) 21,0 und 29,8 °C (s = 2,07 bzw. 2,43). Auch das in den beiden Terrarien (Größe 49,5 x 24 x 29 cm bzw. 40 x 19 x 24 cm) angebotene Substrat, bestehend aus Sand, Steinen, Pflanzenmaterial und trockenem Laub, sollte den Verhältnissen im Freiland möglichst ähneln. Nahrung: Rupp Vollkorn-Hundeflocken, Zierfischfutter (Sera Shrimps FD bzw. Vitakraft Vita Premium), Gras und diverse Kräuter (*Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*, *Plantago lanceolata*, *Trifolium pratense*, *Rumex obtusifolium*, *Cerastium holosteoides* u. a.), Apfel- und Karottenstücke, Blutzikaden (*Ceropis* sp.). Die Zucht erfolgte durch das Halten je eines Paares in Insektenzuchtkästen (30 x 20 x 20 cm) mit großen Steinen, festen Lehmschollen und Laub. Der in kleinen Tonschalen zur Eiablage angebotene Sand wurde durch Besprühen oder Begießen feucht gehalten. Zur Zucht wurden im Jahre 1997 drei ♂♂ und drei ♀♀, die im März bzw. April aus dem Freiland (Lehm- bzw. Sandgrube in Kirchbach und Greith) entnommen wurden, im Jahre 1998 ein langflügeliges ♀, das aus der Zucht des vorangegangenen Jahres stammte, und ein Paar aus der Kiesgrube Mayreder verwendet. Die individuell markierten und in Kleinterrarien (18 x 9 x 9,5 cm) gehaltenen Larven (3-6 Tiere je Terrarium) wurden nach jeder Häutung vermessen. Zusätzlich wurden auch unmarkierte und in größeren Gruppen gehaltene Larven in regelmäßigen Abständen ohne Berücksichtigung vorangegangener Häutungen vermessen.

2.3 Statistische Auswertung

Die statistischen Auswertungen, wie deskriptive Statistik, nichtparametrische Tests, Mittelwertvergleiche etc., fanden mit Hilfe der Programme Excel 5.0 bzw. Excel 97 und SPSS Version 8 unter Benützung einschlägiger Literatur (LORENZ 1992, BÜHL & ZÖFEL 1999, FOWLER & COHEN, o. Jahreszahl) statt.

Anhand der erhobenen Maße der markierten Tiere wurde eine Zuordnungstabelle für alle Messparameter bzw. Larvenstadien erstellt. Die Prüfung auf Normalverteilung erfolgte mittels Kolmogorov-Smirnov-Test. Die Überprüfung signifikanter Unterschiede zwischen den einzelnen Larvenstadien, zwischen ♂♂ und ♀♀ sowie zwischen den beiden Untersuchungsjahren 1997 und 1998 erfolgte u. a. mittels T-Test bzw. bei nicht normal verteilten Daten mittels U-Test nach Mann und Whitney. Die Tiere mit unbekanntem Larvenstadium wurden, getrennt nach Zucht- und Freilandtieren, letztere auch getrennt nach der verwendeten Messmethode, mit Hilfe von drei bzw. vier Diskriminanzanalysen (DA) unter Einbeziehung unterschiedlicher Messparameter anhand der Maße der Tiere mit be-

kannten Larvenstadien einzelnen Larvenstadien zugeordnet, wobei die Zuordnung als sicher eingestuft wurde, wenn alle durchgeführten Diskriminanzanalysen das gleiche Ergebnis erbrachten, bzw. als nicht sicher, wenn es zu unterschiedlichen Zuordnungen kam. Falsche Zuordnungen wurden bei Bekanntsein des Larvenstadiums (vorletztes, letztes, Imago) korrigiert. Die sicher zugeordneten wurden für die Beschreibung der Phänologie herangezogen.

3 Ergebnisse

3.1 Eiablage und Dauer des Imaginalstadiums

Beobachtungen zur Eiablage liegen ausschließlich aus dem Terrarium vor. Die Eier wurden in die mit Sand gefüllten Tonschalen, z. T. nach dem Graben von Löchern mit den Mundwerkzeugen bzw. den Vorderbeinen oder an der Oberfläche, nach dem Einstechen des Legebohrers in kleinen Paketen (2 – 4 Eier) oder einzeln abgelegt. Die Eier sind zylinderförmig (Länge μ = 2,2 mm, s = 0,18; Breite μ = 0,6 mm, s = 0,08; n = 12).

Die Zahl der abgelegten Eier betrug bei drei ♀♀ 69 (langflügeliges ♀), 279 und 329. Während die Dauer des Imaginalstadiums aller drei ♀♀ mit 72 bzw. 75 Tagen annähernd gleich lang war, kam es jedoch zu sehr unterschiedlichen Zeitpunkten, 5 bis 34 Tage nach der Imaginalhäutung, zur ersten Eiablage (Tab. 1). Die Lebensdauer von W1 Kirchbach, das sich am 5.4. häutete, aber erst am 15.5. mit einem adulten ♂ zusammengebracht wurde, war hingegen mit 105 Tagen deutlich länger. Nach den vorliegenden Beobachtungen ist davon auszugehen, dass sich nach der Imaginalhäutung eine Reifungsphase von mindestens zwei Tagen anschließt.

3.2 Embryonalentwicklung

Die Embryonalentwicklungsdauer kann nach dem vorliegenden Datenmaterial nicht exakt, sondern nur als Dauer zwischen der ersten Eiablage und dem ersten Schlupf der Larven, angegeben werden. Diese Zeitspanne betrug im Terrarium im Mai/Juni 1997 bei mittleren Temperaturminima von 18,8 °C und –maxima von 23,8 °C 25 bzw. 30 Tage und im Juni/Juli 1997 ca. 38 Tage (Temperaturminima/-maxima μ = 19,5/26,0 °C). 1998 betrug der Zeitraum im Mai/Juni ca. 31 Tage (μ = 20,0/29,8 °C) und im Juni/Juli ca. 35 Tage (μ = 19,7/28,4 °C).

Tab. 1: Dauer des Imaginalstadiums, Zeitpunkt der ersten Eiablage und ersten Larven sowie Anzahl der Eier von drei bzw. fünf verschiedenen ♀♀.

Tier	Datum Imaginal-häutung	Imaginal-zeit (d)	Erste Eiablage (d nach Imaginal-häutung)	N Eier	Erste Larven (d nach erster Eiablage)
W1 Kirchbach	5.4.97	105	[18.5. (43)]	-	17.6. (30)
W2 Kirchbach	3.5.97	61	18.5. (15)	-	12.6. (25)
W3 Greith	2.6.97	75	7.6. (5)	329	ca. 15.7. (38)
Mayreder	23.5.98	72	8.6. (16)	279	13.7. (35)
Langflügeliges ♀	23.4.98	72	27.5. (34)	69	ca. 27.6. (31)

3.3 Larvalentwicklung

Zahl der Larvenstadien

Die Zahl der Larvenstadien betrug an 41 individuell markierten Tieren in der Laborzucht meist acht (n = 22) oder neun (n = 15). Bei drei Tieren wurden zehn und bei einem Tier elf Larvenstadien festgestellt. Bei ♂♂ wurden signifikant häufiger acht Larvenstadien, bei ♀♀ hingegen neun festgestellt (Chi-Quadrat = 7,62, df = 1, p < 0,01). Die Ergebnisse zeigen aber, dass eine Variation in der Zahl der Larvenstadien besteht, die unabhängig von der Herkunft, dem Geschlecht oder den Haltungsbedingungen während der Entwicklung ist, da beispielsweise Tiere gleichen Geschlechts, gleicher Herkunft und gleichen Schlupfdatums unter denselben Haltungsbedingungen eine unterschiedliche Zahl von Larvenstadien aufgewiesen haben.

Larvaldiapause

Die Larvaldiapause erfolgte im Terrarium vor allem im vorletzten und letzten Larvenstadium, teilweise jedoch auch in früheren Larvenstadien (Abb. 1), wobei sich die Tiere im Sand eingruben. Auch im Freiland überwintern unterschiedliche Larvenstadien (vgl. Phänologie), während Überwinterungen im Imaginalstadium im Rahmen der vorliegenden Untersuchung weder im Terrarium noch im Freiland beobachtet werden konnten. Einige wenige Tiere, die im Terrarium 1998 erst Mitte August ihre Imaginalhäutung hatten, starben vor der Diapause Ende Oktober.

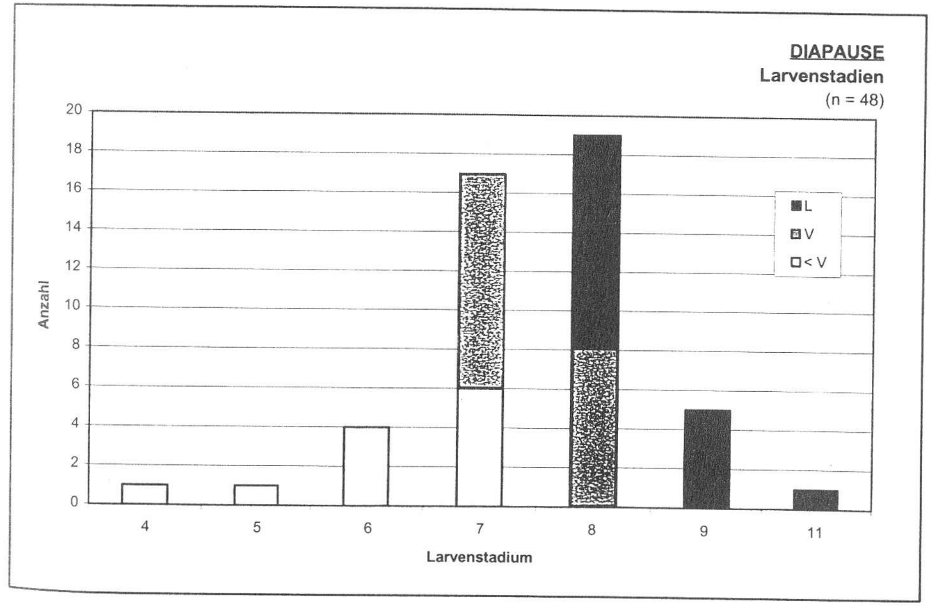


Abb. 1: Larvenstadien der Diapause im Terrarium. L = letztes Larvenstadium, V = vorletztes Larvenstadium, <V = Larvenstadien vor dem vorletzten.

Die Möglichkeit einer zweiten Überwinterung im Larvenstadium zeigte sich im Terrarium an zwei Tieren. M1 Greith wurde am 11.4.1997 im Larvenstadium 5 oder 6 aus dem Freiland entnommen und häutete sich am 24.7. das vorletzte Mal. Während der zweiten Diapause ist das Tier leider verschimmelt. Auch bei einem weiteren Tier aus der Zucht erfolgten theoretisch zwei Überwinterungen. Das am 21.7.97 geschlüpfte Tier überwinterte 1997/98 im Larvenstadium 6 und erreichte Anfang August 1998 das Larvenstadium 11, wurde jedoch Anfang Dezember tot gefunden.

Die Dauer des Diapause-Larvenstadium im Terrarium lag im Winterhalbjahr 1997/98 im Bereich zwischen 170 und 220 Tagen (x = 192, s = 17,3, n = 8). Die Diapause dauerte von Anfang/Mitte Oktober bis Anfang/Mitte Februar bei mittleren Minimaltemperaturen von 10,5 °C (s = 1,06, n = 27) bzw. mittleren Maximaltemperaturen von 15,6 °C (s = 1,36).

3.4 Biometrische Daten der einzelnen Larvenstadien

Individuell markierte Tiere im Terrarium

Die Prüfung auf signifikante Unterschiede erbrachte, dass sich die einzelnen Larvenstadien bezüglich aller Parameter großteils hochsignifikant voneinander unterscheiden. Nicht signifikante Unterschiede treten nur bei den letzten Larvenstadien (ab 8./9.) auf und hängen wohl damit zusammen, dass die Tiere eine unterschiedliche Zahl von Larvenstadien aufweisen und somit das letzte Larvenstadium im 8., 9. oder höherem Stadium erreichen. Signifikante Unterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀ (>4 Larvenstadium) zeigten sich nur für höhere (≥ 7) Larvenstadien bzw. bei den Vorder- und Hinterflügeln, wie auch beim vorletzten und letzten Larvenstadium. Da ansonsten keine Unterschiede auftraten und die beiden letzten Stadien durch die dorsalen Flügelanlagen eindeutig voneinander unterscheidbar sind, wurden die Meßergebnisse der ♂♂ und ♀♀ in der Zuordnungstabelle zusammengefaßt (Tab. 2), wobei das vorletzte und letzte Larvenstadium gesondert berücksichtigt wurden. Demnach treten bei fast allen Messparametern Überlappungen zwischen den Maximalwerten der einzelnen Messparameter eines Stadiums und den Minimalmaßen des darauffolgenden Larvenstadiums auf. Während die Kopfbreite, Pronotum-, Postfemur- und Posttibialänge ein lineares Wachstum aufweisen, zeigen Vorder- und Hinterflügel exponentielle Längenzuwächse. Die morphologische Ausdifferenzierung des Ovipositors zeigt Abb. 2, wobei es durch die unterschiedliche Gesamtzahl von Larvenstadien zu Variationen kommen kann.

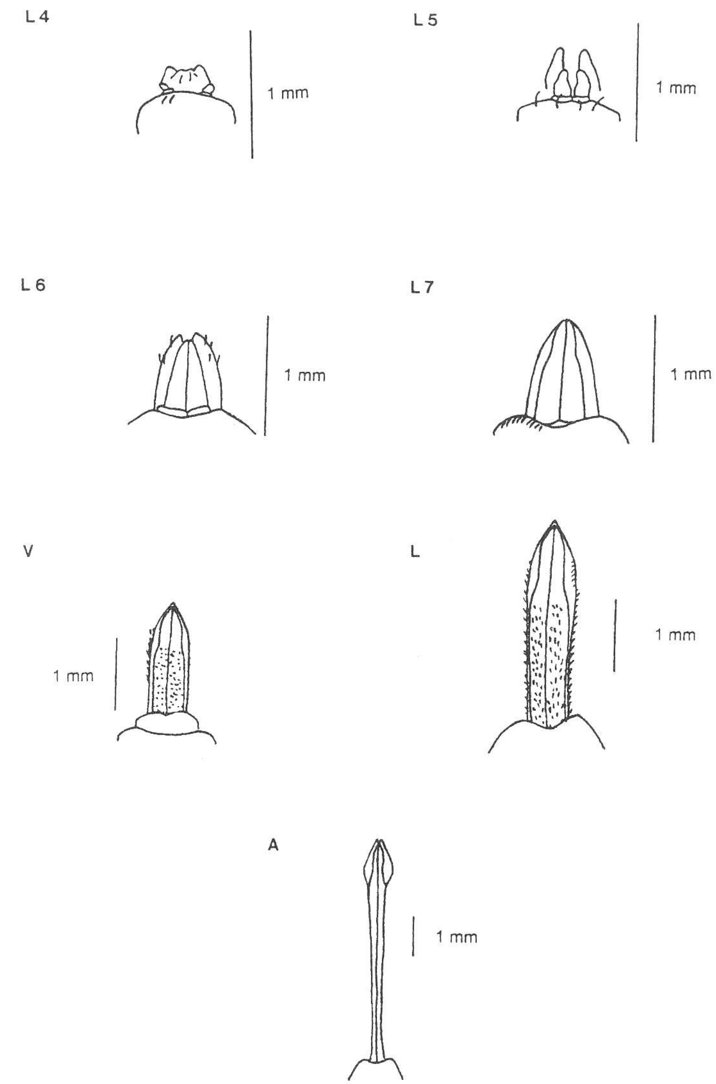


Abb. 2: Ovipositor Lst.(L) 4 bis 7, vorletztes und letztes Larvenstadium sowie Imago. V = vorletztes Larvenstadium, L = letztes Larvenstadium, A = Imago.

Zwischen den Messwerten der Jahre 1997 und 1998 zeigten sich bei den Larvenstadien 1 bis 4 v. a. bei den Flügelanlagen signifikante Unterschiede. Diese sind vermutlich die Folge des Umstandes, dass bei der Messung die exakte Abgrenzung der lateralen Flügelanlagen nicht möglich ist. Ansonsten treten signifikante Unterschiede ab dem achten Larvenstadien auf.

Tab. 2: Zuordnungstabelle mit Maßen [mm] der einzelnen Larvenstadien, Mittelwert, Standardabweichung, Minimum, Maximum, Überlappungsbereich (ÜL) zu voranliegenden Larvenstadium [mm] und Stichprobenumfang (n). *k* = kein Überlappungsbereich.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	V	L	A
KOPF	**0,74**	**0,92**	**1,11**	**1,33**	**1,61**	**1,93**	**2,26**	**2,55**	**2,74**	**2,94**	**2,90**	**2,43**	**2,78**	**3,24**
s	0,03	0,04	0,05	0,07	0,08	0,12	0,13	0,18	0,18	0,26		0,15	0,17	0,33
Minimum	0,65	0,83	1,00	1,18	1,40	1,60	1,90	2,10	2,40	2,65		2,10	2,55	2,85
Maximum	0,80	0,98	1,20	1,50	1,75	2,13	2,45	2,88	2,95	3,20		2,85	3,20	3,60
ÜL		*k*	*k*	0,02	0,10	0,15	0,23	0,35	0,48	0,30	0,30		0,30	0,35
n	57	52	52	51	49	47	43	31	10	4	1	41	22	5
PRONOTUM	**0,36**	**0,51**	**0,68**	**0,86**	**1,10**	**1,36**	**1,65**	**1,88**	**1,99**	**2,13**	**2,00**	**1,79**	**2,05**	**2,34**
s	0,02	0,03	0,04	0,07	0,08	0,11	0,13	0,16	0,17	0,25		0,12	0,14	0,24
Minimum	0,30	0,45	0,60	0,65	0,90	1,08	1,25	1,48	1,70	1,85		1,55	1,88	2,08
Maximum	0,40	0,57	0,77	1,00	1,25	1,55	1,83	2,20	2,20	2,40		2,10	2,40	2,60
ÜL		*k*	*k*	0,12	0,10	0,18	0,30	0,35	0,50	0,35	0,40		0,23	0,33
n	57	52	52	51	49	47	43	31	10	4	1	41	22	5
POSTFEMUR	**1,25**	**1,67**	**2,15**	**2,70**	**3,36**	**4,03**	**4,77**	**5,38**	**5,70**	**6,03**	**5,70**	**5,13**	**5,84**	**6,73**
s	0,06	0,08	0,12	0,17	0,20	0,28	0,31	0,42	0,42	0,59		0,28	0,36	0,71
Minimum	1,10	1,50	1,93	2,20	2,90	3,35	3,73	4,25	4,80	5,30		4,50	5,40	5,80
Maximum	1,35	1,80	2,40	3,00	3,70	4,53	5,20	6,55	6,20	6,50		5,70	6,55	7,40
ÜL		*k*	*k*	0,20	0,10	0,35	0,80	0,95	1,75	0,90	0,80		0,30	0,75
n	57	52	52	51	49	47	43	31	10	4	1	41	22	5
POSTTIBIA	**0,89**	**1,15**	**1,46**	**1,83**	**2,24**	**2,70**	**3,20**	**3,67**	**4,01**	**4,24**	**4,20**	**3,47**	**4,06**	**4,80**
s	0,04	0,06	0,08	0,11	0,12	0,17	0,20	0,29	0,30	0,33		0,25	0,24	0,44
Minimum	0,78	1,00	1,25	1,55	1,95	2,23	2,65	2,95	3,40	3,85		2,95	3,60	4,30
Maximum	0,95	1,27	1,65	2,03	2,45	2,95	3,50	4,40	4,40	4,60		4,15	4,60	5,30
ÜL		*k*	0,02	0,10	0,08	0,23	0,30	0,55	1,00	0,55	0,40		0,55	0,30
n	57	52	52	51	49	47	43	31	10	4	1	41	22	5
VORDERFLÜGEL	**0,04**	**0,06**	**0,09**	**0,13**	**0,21**	**0,31**	**0,55**	**0,89**	**1,26**	**1,32**	**1,60**	**0,63**	**1,42**	**4,47**
s	0,01	0,01	0,02	0,03	0,03	0,04	0,15	0,38	0,44	0,36		0,09	0,16	0,18
Minimum	0,03	0,03	0,05	0,07	0,17	0,20	0,30	0,40	0,67	0,83		0,47	1,17	4,25
Maximum	0,07	0,08	0,12	0,20	0,27	0,37	0,77	1,50	1,63	1,70		0,85	1,70	4,75
ÜL		0,03	0,03	0,05	0,03	0,07	0,07	0,37	0,83	0,80	0,10		*k*	*k*
n	45	51	52	38	18	18	31	29	9	4	1	41	22	5
HINTERFLÜGEL	**0,07**	**0,10**	**0,13**	**0,20**	**0,32**	**0,46**	**1,04**	**1,65**	**2,08**	**2,44**	**2,33**	**1,46**	**2,29**	
s	0,01	0,01	0,02	0,03	0,04	0,07	0,45	0,50	0,43	0,69		0,12	0,30	
Minimum	0,05	0,07	0,10	0,13	0,27	0,30	0,40	0,47	1,40	1,70		1,20	1,90	
Maximum	0,10	0,13	0,18	0,27	0,40	0,57	1,53	2,53	2,57	3,35		1,75	3,35	
ÜL		0,03	0,03	0,05	0,00	0,10	0,17	1,07	1,13	0,87	1,02		*k*	
n	56	49	52	40	30	36	40	31	9	4	1	41	22	
OVIPOSITOR				**0,08**	**0,17**	**0,47**	**0,92**	**1,72**	**2,48**	**3,90**		**1,45**	**3,05**	**6,63**
s				0,04	0,06	0,13	0,33	0,65	0,59	0,85		0,15	0,54	0,76
Minimum				0,03	0,07	0,27	0,63	0,93	1,60	3,30		1,27	2,65	5,80
Maximum				0,13	0,32	0,72	1,50	3,00	3,00	4,50		1,90	4,50	7,30
ÜL				*k*	0,07	0,05	0,08	0,57	1,40	*k*			*k*	*k*
n				6	16	18	20	17	6	2		19	10	3

Tiere im Freiland

Die Überprüfung auf signifikante Unterschiede der beiden verwendeten Messmethoden (Stereomikroskop und Stechzirkel) mittels Wilcoxon-Test für zwei abhängige Stichproben erbrachte v. a. bei Pronotum und Postfemur signifikante Unterschiede. Bezogen auf die einzelnen Larvenstadien traten besonders bei Larvenstadium 6 für mehrere Parameter signifikante Unterschiede auf. Da davon

auszugehen ist, dass größere Messungenauigkeiten bei Messungen mit dem Stechzirkel vorliegen, wurde die Zuordnung mittels Diskriminanzanalyse getrennt nach der Messmethode vorgenommen. 113 der insgesamt 831 vermessenen Larvenstadien konnten nicht zugeordnet werden (Tab. 3).

Tab. 3: Ergebnisse der Diskriminanzanalysen (DA).

	DA Stereomikroskop	DA Freiland
Anzahl Tiere	1180	1235
Zuordnung sicher	1062	1122
Zuordnung nicht sicher	39	104
Zuordnung falsch	25	
Keine Zuordnung	54	9

3.5 Phänologie

Die Analyse von 718 Tieren ergab, dass die Larvenstadien 1 bis 3, die im Freiland relativ schwer zu erfassen sind, spätestens ab der zweiten Julidekade auftreten. Ältere Larvenstadien > 4 sind demnach das ganze Jahr über anzutreffen, wobei während der Frühjahrsmonate, ebenso wie im Herbst, hauptsächlich die letzten zwei bis drei Larvenstadien zu finden waren und daher zahlenmäßig während der Monate März bis Mai sowie im September überwiegen (Tab. 4).

Die ersten Beobachtungen von Larven 1996 stammen aus der ersten März-dekade (7. bzw. 10.3.). Im Jahr 1998 wurden die ersten Larven nach einer erfolglosen Kontrolle am 14.2. schließlich am 22.2. beobachtet, wobei die Witterung in den zwei vorangehenden Wochen außergewöhnlich mild war. Die Letztbeobachtungen vor der Diapause stammen aus dem Jahr 1996 (25.10.). Insgesamt sind jedoch ab Anfang Oktober nur mehr wenige Tiere zu finden.

Imagines treten im Freiland in der Steiermark von Mai bis August auf (Tab. 4). Erstbeobachtungen stammen vom 3.5.1997 (Takern, 1 ♀) und 17.5.1996 (Aug, 3-5 ♂♂), Letztbeobachtungen vom 9.8.1996 (Aug, 1 ♀), 11.8.1997 (Kirchbach, 1 ♂), 16.8.1997 (Mayreder, 2-3 ♂♂) sowie vom 21.8.1997 (Takern, 2 ♂♂). Im Terrarium zeigte sich eine erstaunlich ähnlich verlaufende Phänologie der einzelnen Stadien mit einer leichten Vorverschiebung, da Imagines bereits ab April auftraten und erste Junglarven im Juni schlüpften. Höhere Larvenstadien (> 4) waren das ganze Jahr über vorhanden, wobei vorletzte und letzte Larvenstadien im Herbst und Frühjahr zahlenmäßig am häufigsten vertreten waren.

Tab. 4: Phänologie der einzelnen Larvenstadien und Imagines (Individuenzahlen) nach Messungen mit Stereomikroskop (B) und Stechzirkel (S) in der Oststeiermark mit Anzahl der Individuen.

	Jän	Feb	Mrz	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Ges.
1B							2						2
1S								1					1
2B							9	9					18
2S							1	6	1				8
3B							12	17	4				33
3S							1	11	2	1			15
4B							12	17	4				33
4S					2	1		15	5	2			25
5B							6	19	7				32
5S				3	3	4		34	6	2			52
6B								11	9				20
6S				9	5	5	1	21	5	2			48
7B								9	4				13
7S				7	1	5	4	11	3	1			32
8B								1	1				2
8S				8	1	2	2	2					15
9B													0
9S				3		1							4
VB								13	10	3			26
VS			6	51	23	1	9	21	19	3			133
LB								3	6	2			11
LS			4	25	65	8		1	14	1			118
AB							1	1					2
AS					34	30	7	4					75
			10	106	134	57	67	227	100	17			718

4 Diskussion

4.1 Entwicklungszyklen

Grillen besitzen sehr unterschiedliche Entwicklungszyklen, wobei Arten mit heterodynamischen Lebenszyklen ihren Lebenszyklus mehr oder minder streng an die äußeren klimatischen Bedingungen anpassen und als Ei, Larve oder Imago überwintern können. In kalten Klimaten treten unter ansonsten gleichen Voraussetzungen häufiger Arten auf, die im Eistadium diapausieren, während in wärmeren Klimaten die Diapause im Larvenstadium überwiegt. Dies zeigt sich auch in der geographischen Verteilung dieser beiden Typen. Im nördlichen Mitteleuropa sind Larval- und Imaginaldiapausen beispielsweise nur bei Grylloidea und Tetrigidae bekannt (MASAKI & WALKER 1987, INGRISCH & KÖHLER 1998) und von den einheimischen Grillenarten entwickelt sich nur das Heimchen *Acheta domesticus* ohne Diapause, d. h. homodynamisch und kann daher die Wintermonate ausschließlich innerhalb von Gebäuden überleben. Tab. 5 zeigt das phänologische Auftreten mehrerer, gemeinsam mit *M. frontalis* vorkommender Grillenarten. Mit Ausnahme des Weinhähnchens, das im Eistadium überwintert, treten die anderen Arten in einem ähnlichen Zeitraum, d. h. relativ früh im Jahr auf, wobei die Feldgrille als früheste Art rund ein Monat vor der Östlichen Grille die Imaginalphase erreicht.

Tab. 5: Zahl der Larvenstadien und Phänologie von mehreren, gemeinsam mit *M. frontalis* vorkommenden Grillenarten nach KALTENBACH (1962), GRAMELHOFER (1997), INGRISCH & KÖHLER (1998), DETZEL (1998), ZECHNER (1998) und SACKL & ZECHNER (1999) sowie nach eigenen, unveröffentlichten Beobachtungen.

Art	Anzahl Lst	Larvenzeit	Imaginalzeit
M. frontalis	8-11	ab Juli ganzjährig, Diapause Okt. – Ende Feb.	Anf. Mai – Mitte August
G. campestris	9-12(14)	Anf. Aug. – Anf. Juni	Anf. April – Ende Juli
M. desertus	9	Mitte Aug. – Ende Mai	Anf. Mai – Ende Juli
P. heydenii	9	Herbst? – Mitte Juni	Ende April – Anf. Sept.
O. pellucens	6	Anf. Juni - Mitte Aug.	Ende Juli – Ende Sept.

Nach der vorliegenden Untersuchung zeigt *M. frontalis* in der Steiermark einen ähnlichen Entwicklungszyklus wie *G. campestris*. Die im Frühsommer abgelegten Eier entwickeln sich subitan, d.h. ohne Einwirkung einer Kältephase. Wie die Feldgrille, welche in Mitteleuropa im vorletzten oder letzten Larvenstadium überwintert und dabei eine Diapause durchläuft (DETZEL 1998), überwintert auch *M. frontalis* meist im vorletzten oder letzten Larvenstadium, teilweise allerdings auch in früheren Stadien, so dass korrekterweise von Quieszenz, d.h. einer Ruhephase als unmittelbare Folge des Ungünstigwerdens eines Faktors, gesprochen werden muss, da die winterliche Ruhepause offensichtlich nicht an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebunden ist.

Der Voltinismus von Grillenarten ist nur teilweise streng fixiert. So sind 26 Arten in Japan mit einer Nord-Süd-Verbreitung von mehr als 5 ° univoltin (1 Generation/Jahr), obwohl es im Verbreitungsgebeit große Temperaturunterschiede gibt.

Aus Japan und den USA sind allerdings 22 Arten bekannt, die einen Wechsel von einer Generation im Norden zu zwei Generationen pro Jahr im Süden des Verbreitungsgebietes zeigen, darunter bodenbewohnende Arten und Baumgrillen. Eine Verschiebung von uni- zu semivoltinem Entwickungszyklus kann ebenfalls nach Norden zu vorkommen, wie dies beispielsweise für *Nemobius sylvestris* bekannt ist (GABBUTT 1959, MASAKI & WALKER 1987).

Der Entwicklungspolymorphismus ist wahrscheinlich genetisch vorprogrammiert, wird jedoch polygen bestimmt und stellt eine wichtige Anpassung an fluktuierende oder sich ändernde Umweltbedingungen bzw. an lokale Verhältnisse dar (MASAKI & WALKER 1987). Eine algerische Art der Gattung *Gryllus* zeigt ebenfalls einen plastischen Entwicklungszyklus, wobei es Individuen mit uni- oder bivoltinem Entwicklungszyklus gibt und die Diapause in Larvenstadien vor dem vorletzten eintritt. Der polymorphe Entwicklungszyklus wird als Anpassung an das Klima in den Gebirgen Algeriens gedeutet. Die vorliegenden Beobachtungen weisen darauf hin, dass *M. frontalis* einen einjährigen (univoltinen) Entwicklungszyklus zeigt, der vermutlich bei ungünstigen Temperaturbedingungen fakultativ zweijährig (semivoltin) sein kann. Die Beschreibungen in HARZ (1957) und DETZEL & BRUCKHAUS (1998), wonach die Imaginalhäutung von *M. frontalis* großteils im Herbst vor der Überwinterung stattfindet, so dass die Tiere im Imaginalstadium überwintern, wurden durch die vorliegenden Beobachtungen nicht bestätigt.

4.2 Zahl der Larvenstadien

Innerhalb einer Art variiert die Zahl der Larvenstadien bei Grillen am stärksten (SÄNGER & HELFERT 1976, INGRISCH & KÖHLER 1998). Bei *Gryllus campestris* beträgt die Zahl der Larvenstadien nach GRAMELHOFER (1997) zwischen 10 und 14, während INGRISCH & KÖHLER (1998) 9 bis 12 Larvenstadien für diese Art angeben. Für *Acheta domesticus* werden von RUMMEL (1963) 12 bis 16 Häutungen genannt. Bei *M. frontalis* konnten im Rahmen der vorliegenden Untersuchung 8 bis 11 Larvenstadien beobachtet werden.

Die Zahl der Larvenstadien ist vermutlich sowohl auf genetische Faktoren als auch auf Umweltfaktoren zurückzuführen, wobei kein genereller Zusammenhang erkennbar ist. Sie hängt jedenfalls nicht mit der Größe der Imagines zusammen (RUMMEL 1963, MASAKI & WALKER 1987). Einige Variationen in der Zahl der Larvenstadien sind sicherlich genetisch bedingt, da Tiere verschiedener geographischer Regionen unter gleichen Aufzuchtbedingungen eine unterschiedliche Zahl von Larvenstadien aufweisen. Aber auch exogene Faktoren, wie Photoperiode, Temperatur und Nahrung, regulieren die Larvalentwicklung bei Grillen (RUMMEL 1963, ISMAIL & FUZEAU-BRAESCH 1972, 1976, HELFERT & SÄNGER 1975, INGRISCH 1978, MERKEL 1977, HELFERT 1980, REMMERT 1985, MASAKI & WALKER 1987, KÖHLER & REINHARDT 1992, INGRISCH & KÖHLER 1998). Daneben spielt auch der Gruppeneffekt bei der Entwicklung von Grillenarten eine Rolle (MASAKI & WALKER 1987). Auch der Verlust von Körperteilen und die nachfolgende Regeneration, z. B. der Antennen, können vermehrte Häutungen bewirken, wie dies für A. *domesticus* festgestellt wurde

(RUMMEL 1963). Auch bei *M. frontalis* war vermutlich das Fehlen von Körperteilen bei drei der vier Tiere mit 10 Larvenstadien sowie dem Tier mit 11 Stadien der Grund für vermehrte Häutungen. Hingegen entwickelten sich zwei Larven trotz fehlender Antenne bzw. Vorderextremität mit 8 Larvenstadien. Dabei ist vermutlich der Zeitpunkt des Verlustes zu berücksichtigen. Bei frühem Verlust von Extremitäten (z. B. Larvenstadien zwei oder drei) kann es zur Regeneration kommen.

4.3 Morphometrische Daten der einzelnen Larvenstadien

Die durch exogene Faktoren, wie Temperatur, Photoperiode, Nahrung, Populationsdichte oder Verlust von Körperteilen, auftretenden sowie genetisch vorgegebenen Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit und Stadienanzahl bei Grillen erklären vermutlich die nach den eigenen Untersuchungen bei fast allen Messparametern von *M. frontalis* auftretenden Überlappungen der Maße von jeweils aufeinanderfolgenden Larvenstadien, so dass eine Zuordnung einzelner Tiere nicht immer möglich und v. a. bei höheren Larvenstadien durch die variierende Gesamtzahl der Larvenstadien teilweise ausgeschlossen ist.

Nach GRAMELHOFER (1997) ist die Zuweisung eines bestimmten Larvenstadiums auch bei *G. campestris* anhand der Individuengröße vor allem bei kleinen Tieren nicht möglich, da eine starke Streuung der Abmessungen innerhalb der Larvenstadien auftritt. Deutliche Unterschiede bei den Größenklassen traten auch zwischen Tieren in Einzel- bzw. Gemeinschaftshaltung auf. Ebenso weisen KÖHLER & REINHARDT (1992) darauf hin, dass die Stadienzuordnung nach Längenmaßen von Körperteilen bei *G. campestris* (auf Basis von WALLASCHEK 1991) nicht eindeutig ist. Die Larven weisen eine morphometrische Plastizität auf und neben intrapopulären Streuungen müssen auch auftretende Unterschiede zwischen einzelnen Populationen berücksichtigt werden. Die bei *M. frontalis* vorgenommene Zuordnung zu einzelnen Larvenstadien ist daher mit entsprechenden Unsicherheiten behaftet und kann somit das jahreszeitliche Auftreten einzelner Stadien nur umreißen.

Nach WALLASCHEK (1991) ist die Unterscheidung der Geschlechter anhand der Ovipositoranlagen bereits ab dem 1. Stadium möglich und ♀♀ können v. a. durch die Länge und Form des Ovipositors sicher einem Stadium zugeordnet werden, während die Zuordnung der ♂♂ nicht immer möglich ist. Bei Arten mit vielen Larvenstadien (z. B. Grillen) ist die Anlage des Ovipositors in den ersten zwei bis drei Larvenstadien aber wenig deutlich und konnte nach eigenen Beobachtungen bei *M. frontalis* bis zum 3. Larvenstadium bei 20 bzw. 30facher Vergrößerung nicht unterschieden werden. Die unterschiedliche Zahl von Larvenstadien zeigte weiters bei *M. frontalis*, dass auch die Länge und Ausbildung des Ovipositors keine Rückschlüsse auf ein bestimmtes Larvenstadium zulassen, da die ♀♀ beispielsweise das letzte Larvenstadium im achten bis zehnten Stadium erreichten.

Auch nach INGRISCH & KÖHLER (1998) ist das Geschlecht bereits ab dem ersten Larvenstadium feststellbar, da die Anlage des Ovipositors beim ♀ bzw. der Sub-

genitalplatte beim ♂ bei entsprechender Vergrößerung bereits bei jüngsten Larven sichtbar ist.

Auch bei *Acheta domesticus* und *Gryllus campestris* treten - ähnlich wie bei *M. frontalis* - keine geschlechtsspezifischen Unterschiede der morphometrischen Meßwerte bei den Larven auf (RUMMEL 1963, GRAMELHOFER 1997), so dass die Zuordnung zu bestimmten Größenklassen ohne Unterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀ erfolgte und eine Trennung der Größenklasse nach Geschlechtern für die Zuordnung der Freilandtiere nicht erforderlich war.

Danksagung (L. Zechner)

Herzlicher Dank ergeht an Herrn Univ.-Prof. Dr. Günter Fachbach und Herrn Univ.-Prof. Dr. Reinhold Lazar für die Betreuung der Doktorarbeit, aber auch allen anderen Personen, die zum Entstehen der Arbeit beigetragen haben, insbesonders Dr. Karl Adlbauer, DI Rudolf Aschauer, Hans-Martin Berg, Mag. Birgit Braun, Georg Derbuch, Mag. Dr. Detlef Ernet, Dr. Ingomar Fritz, Mag. Elke Jantscher, Dr. Andrea Krapf, Emanuel Lederer, Mag. Franz Luttenberger, OSt.R. Mag. Helmut Melzer, Dr. Peter Sackl und Mag. Klaus Zorn-Pauly sowie den Eltern Peter und Juliane Zechner. Die Arbeit wurde durch ein Förderungsstipendium der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Graz finanziell unterstützt.

Verfasser:
Mag. Dr. Lisbeth Zechner
Prof. Dr. Günter Fachbach
Karl Franzens-Universität Graz
Institut für Zoologie
Universitätsplatz 2
A-8010 Graz
email: lisbeth.zechner@kfunigraz.ac.at
guenter.fachbach@kfunigraz.ac.at

Literatur

BÜHL, A. & ZÖFEL, P. (1999): SPSS Version 8. Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows. 5., überarbeitete und erweiterte Auflage, Addison-Wesley Longman Verlag GmbH, Bonn, 672 pp.

DETZEL, P. & BRUCKHAUS, A. (1998): Larvalentwicklung. In: DETZEL, P. (1998): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Eugen Ulmer, Stuttgart, S. 236-257.

DETZEL, P. (1991): Ökofaunistische Analyse der Heuschreckenfauna Baden-Württembergs (Orthoptera). Diss. Univ. Thübingen.

DETZEL, P. (1998): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Eugen Ulmer, Stuttgart, 580 pp.

FOWLER, J. & COHEN, L. (o. J.): Statistics for Ornithologists. BTO Guide 22, 150 pp.

GABBUTT, P.D. (1959): The Bionomics of the Wood Cricket, *Nemobius sylvestris* (Orthoptera. Gryllidae). J. Anim. Ecol. 28: 15-42.

GRAMELHOFER, D. (1997): Phänologie und Habitatwahl von *Gryllus campestris* L. (Ensifera: Gryllidae) auf der Eichwiese (Wien). Diplomarbeit, Formal- und Naturwissenschaftliche Fakultät, Univ. Wien, 158 pp.

HARZ, K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. Fischer, Jena, 494 pp.

HELFERT, B. & SÄNGER, K. (1975): Haltung und Zucht europäischer Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) im Labor. Z. angew. Zool. 62: 267-279.

HELFERT, B. (1980): Die regulative Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher Tettigoniiden-Arten (Orthoptera, Saltatoria). 1. Teil: Larvalentwicklung, Reproduktion und Lebensdauer der Parentalgeneration. Zool. Jab. Syst. 107: 159-182.

INGRISCH, S. & KÖHLER,G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. Die Neue Brem-Bücherei Bad. 629, Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 460 pp.

INGRISCH, S. (1977): Beitrag zur Kenntnis der Larvenstadien mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). Z. angew. Zool. N. F. 64: 459-501.

INGRISCH, S. (1978): Labor- und Freilanduntersuchungen zur Dauer der postembryonalen Entwicklung einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) und ihre Beeinflussung durch Temperatur und Feuchte. Zool. Anz. Jena 200: 309-320.

ISMAIL, S. & FUZEAU-BRAESCH, S. (1972): Action du photopériodisme sur le nombre de stades larvaires, la diapause et la morphogenèse chez *Gryllus campestris* (Orthoptère). C .R. Acad. Sc. Paris 275: 2535-2538.

ISMAIL, S. & FUZEAU-BRAESCH, S. (1976): Programmation de la diapause chez *Gryllus campestris*. J. Insect Physiol. 22: 133-139.

KALTENBACH, A. (1962): Zur Soziologie, Ethologie und Phänologie der Saltatoria und Dictyoptera des Neusiedlerseegebietes. Wiss. Arb. Burgenland 29: 78-102.

KÖHLER, G. & REINHARDT, K. (1992): Beitrag zur Kenntnis der Feldgrille (*Gryllus campestris* L.) in Thüringen. Articulata 7: 63-76.

LORENZ, R. J. (1992): Grundbegriffe der Biometrie. Gustav Fischer, Stuttgart – Jena, 241 pp.

MASAKI, S. & WALKER, T. J. (1987): Cricket Life Cycles. Evolutionary Biology 21: 349-423.

MERKEL, G. (1977): the Effects of Temperature and Food Quality on the Larval Development of *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae). Oecologia 30: 129-140.

REMMERT, H. (1985): Crickets in the Sunshine. Oecologia 68: 29-33.

RUMMEL, H. (1963): Einige biometrische Untersuchungen zum Metamorphosegeschehen bei *Acheta domesticus* L. Dtsch. Ent. Zschr., N. F. 10: 261-314.

SACKL, P. & ZECHNER, L. (1999): Das Weinhähnchen *Oecanthus pellucens* (SCOPOLI, 1763) in der Steiermark, Österreich (Saltatoria, Oecanthidae). – Joannea – Zoologie 1: 91-102.

SÄNGER, K. & HELFERT, B. (1976): Vergleichende Untersuchungen über Anzahl und Dauer der Larvenstadien von Tettigoniiden (Orthoptera: Saltatoria). Zool. Anz. Jena 196 (28-42.

WALLASCHEK, M. (1991): Zur Larvalentwicklung von *Gryllus campestris* L. 1758 (Orthoptera: Saltatoria: Gryllidae). Articulata 6: 163-170.

ZECHNER, L. (1998): Die Heuschreckenfauna und das Vorkommen der Gottesanbeterin an Bahndämmen in der Südoststeiermark, Österreich (Insecta: Saltatoria, Mantodea). Mitt. Landesmus. Joanneum Zool. 51: 65-90.

ZECHNER, L. (1999): Verbreitung und Biologie der Östlichen Grille *Modicogryllus frontalis* (Fieber, 1844) in der Steiermark mit Berücksichtigung der Heuschreckenfauna ausgewählter Fundorte. Diss. Univ. Graz, 263 pp.